Zum Haarwechsel deutscher Kleinsäuger*)

Von

E. v. LEHMANN, Bonn

(Mit 5 Abbildungen)

Nachdem Becker (1952) und Stein (1950, 1954) in ausführlichen Arbeiten den Haarwechselablauf bei der Wanderratte *(Rattus norvegicus)* und bei den häufigsten Insectivoren *(Talpa, Sorex, Neomys)* darstellen konnten, schien es angebracht, diese Vorgänge auch bei den anderen deutschen Kleinsäugern zu untersuchen. Als Material boten sich hierbei vor allem die Ausbeute unseres Versuchsrevieres in der Voreifel (Ersdorf, 260 m Seehöhe) (v. Lehmann 1955, 1956, 1957) sowie die Aufsammlungen des Verfassers in Liechtenstein (1954, 1958) und im Hohen Venn (1953, 1957) an.

1. Die Insektenfresser

Bezüglich der Insectivoren genügt es, hier auf die Untersuchungsergebnisse von Stein zu verweisen, die im großen und ganzen bestätigt werden konnten. Es sollen nur kurz einige Punkte besonders hervorgehoben werden.

Beim Maulwurf *(Talpa europaea)* scheint der Haarwechsel nicht nur in bezug auf die zeitliche Aufeinanderfolge unregelmäßig zu verlaufen, sondern vor allem auch bezüglich des Pigmentierungs-Schemas bzw. -Musters. Dies geht schon aus den Beobachtungen Stein's hervor, der 1950 schreibt: „Der Haarwechsel beginnt stets auf der Unterseite, Ausnahmen sind nicht aufgefunden worden" (l. c. Seite 108), und weiterhin einen Zusammenhang zwischen dem ersten Haarwechsel im Frühjahr und „den bei der Wühltätigkeit am meisten beanspruchten Körperstellen", also Brust usw. aufzeigt. 1954 schreibt er jedoch nach neueren Beobachtungen, daß „alle Haarkleidveränderungen sich nach dem gleichen Schema vollziehen: zuerst werden die Rückenpartien oberhalb der Schwanzwurzel ergriffen, und dort zeigt sich ein etwa markstückgroßer Pigmentfleck, der sich oralwärts erweitert, bis der gesamte Rücken mit H. P. (Haarwuchspigment) erfüllt ist ..." (l. c. S. 17). Schon hieraus gehen die verschiedenen Möglichkeiten des Beginnes (von der Unterseite oder vom Rücken her) hervor. Das hiesige geringe Material an Maulwürfen erlaubt kein gründliches Studium; interessant ist nur, daß ein Fell eines ad. ♂ vom 23. VII. 1954 (Nr. 56. 1) auch diesen fast runden Pigmentfleck in der Mitte des Rückens zeigt (außerdem einen symmetrischen Pigmentgürtel um Nacken und Brust, der offenbar kaudalwärts vorrückt), und daß dieser Fleck in seiner Mitte bereits wieder aufgehellt ist. Die Pigmentierung geht also, wie auch die Oberseite des Felles deutlich erkennen läßt, in diesem Falle von einem Rücken-

*) Dem Kultusministerium des Landes Nordrhein-Westfalen danke ich auch an dieser Stelle für die finanzielle Unterstützung meiner Arbeiten.

fleck aus, der sich ringförmig vergrößert. Es wäre zu untersuchen, ob dieser zentrifugale Härungsvorgang — von einem kleinen, runden Rückenfleck aus — etwa auf den Sommerhaarwechsel beschränkt ist (ein Fell vom 10. X. 1942 aus Szoly bei Dew, Rußland, zeigt zum Beispiel eine auch bei *Sorex* ganz bekannte, vom Hinterrücken in breiter Front cranial fortschreitende Pigmentbildung), und ob diese eigenartige Ausbreitung von einem Zentrum her auch noch anderen Insectivoren eigentümlich ist. Mein in Liechtenstein gesammeltes Material zeigt dies jedenfalls in zwei Fällen, und zwar bei der Wasserspitzmaus *(Neomys fodiens,* ♂ ad.) und Feldspitzmaus *(Crocidura leucodon,* ♂ juv.) im Mai (1. c. S. 30, Abbildung 1 und 5).

Diese Pigmentzentren in der Rückenmitte haben natürlich nichts mit gelegentlichen „Spritzern" bei diffuser Verteilung des Farbstoffes an den Fellen älterer Tiere zu tun und auch nichts mit der manchmal länger bestehenden Rest-Insel nach Abschluß der Härung, wie sie z. B. Becker (1950. S. 629, Abb. i) zeigt. Dagegen erinnert dieser Vorgang durchaus an manche Erscheinungen bei der Schimmelung und Scheckung des Pferdes (v. Lehmann, 1950), worüber weiter unten noch berichtet wird.

An den 119 Fellen und mehr als doppelt so viel Bälgen bzw. Balgnotizen von *Sorex araneus* (Waldspitzmaus) konnten im wesentlichen die von Stein gemachten Feststellungen bestätigt werden. Auffallend ist, wie wenig Fortpflanzungs- und Haarwechsel-Zyklus korrellieren, d. h. auch unser Material enthält einen hohen Prozentsatz von graviden Waldspitzmaus-♀♀, die in vollem Haarwechsel stehen. Die von mir untersuchten Nager zeigen dagegen, soweit es sich um Alttiere handelt, ein anderes Bild, während sich die Wanderratte — nach Becker — anscheinend ebenso verhält (s. Tabelle I). Ferner zeigen die Waldspitzmaus-♂♂ Nr. 56. 61 und 56.111 vom 25. III. bzw. 13. IV. 1954 sehr ausgeprägte Seitendrüsen, tragen noch das Winterhaar und haben keinerlei Pigment — brunfteten also offensichtlich schon vor dem Haarwechsel! Dasselbe gibt Stein (1950) für den Maulwurf an, ähnliches finden wir auch bei der Rötelmaus (s. u.) und Waldmaus (♂ 56. 480 vom 9. IV. 1954).

Auch die von Stein (1954) beim Maulwurf beobachtete Erscheinung, daß sich am gleichen Fell Pigment- unnd Haarwechsel-Bilder nicht immer entsprechen, konnte in unserem Waldspitzmausmaterial festgestellt werden. Es gibt in seltenen Fällen z. B. im Haarwechsel befindliche Tiere ohne Pigment an der Innenseite des Felles. Um dies zu verstehen, muß man sich die beiden von einander unabhängigen Vorgänge, die Anreicherung der unteren Hautschicht mit Pigment und das Hervorsprießen der jungen Haargeneration aus dieser dunklen, pigmentierten Hautschicht (wobei das Pigment in den neuen Haaren gewissermaßen an die Hautoberfläche mitgenommen wird) vor Augen halten. Es kann also durch stürmischen Ablauf (Stein) oder auch durch Stockungen gelegentlich der Fall eintreten, daß an manchen Bezirken des Körpers das junge Haar schon hervorgewachsen ist (und die Hautschicht um die Haarwurzeln also bereits ohne Pigment ist), daß sich jedoch daneben, unter noch nicht gewechseltem Althaar, noch

keine Pigmentschicht bildete. In diesen — seltenen — Fällen wäre also das Aussehen der Hautinnenseite kein Kriterium für den Haarwechsel; es wird sich dabei jedoch wohl immer nur um Ausnahmen handeln, so daß man sagen kann, daß sich ein im Gang befindlicher Haarwechsel auch immer irgendwie auf der Unterseite der Haut erkennen läßt. — Im übrigen ist der Haarwechselverlauf in Westdeutschland im Herbst offenbar zögernder als im Osten und zieht sich länger hin (♂ 56. 65 vom 13. XI. 1953 ist z. B. voll erwachsen, aber der Rücken erst bis zur Schulter im Winterhaar).

2. Die Nager

Unter den Nagern nehmen die 655 Rötelmäuse *(Clethrionomys glareolus)* aus Ersdorf zahlenmäßig die erste Stelle ein. Hinzu kommen noch die Tiere aus dem Hohen Venn und aus Liechtenstein, von denen aber keine Felle, sondern nur Balgnotizen vorliegen. Von den 655 Ersdorfer Tieren sind 218 (= 33 %) ganz ohne Pigment. Auf die Geschlechter verteilt ergibt sich das Bild der Tabelle II, d. h. 87 unpigmentierten ♂♂ stehen 131 ♀♀ ohne Haarwechselerscheinungen gegenüber. Das ist ein Zahlenverhältnis von annähernd 2:3, während sich im Gesamtmaterial ♂♂:♀♀ wie 5:4 verhalten (357 ♂♂, 298 ♀♀). Tabelle II zeigt weiter, daß im Januar und Februar das Zahlenverhältnis der Geschlechter zueinander in bezug auf die Pigmentierung ungefähr gleich ist, ein deutlicher Überhang an pigmentlosen ♀♀ zeigt sich im April und vom Juli bis Oktober, d. h. in den Zeiten gesteigerter Fortpflanzung (ad. ♀♀ und später ad. und juv. ♀♀)! Im Gegensatz zur Waldspitzmaus ist also bei der Rötelmaus der Pigmentierungsvorgang während der Gravidität und Säugezeit deutlich gehemmt (s. auch Tabelle I). — Auch die Verteilung auf die Größenklassen zeigt das deutlich: von 32 pigmentlosen Tieren über 100 mm K+R (Kopf+Rumpf-Länge) sind 29 ♀♀ (= 10:1). Bei den ♂♂ ist das relativ stark vertretene pigmentlose Stadium im März wahrscheinlich auf das spätere Einsetzen der Frühjahrshärung zurückzuführen, haben wir doch in unserem Material Fälle, in denen Rötelmaus-♂♂ noch im April den Winterpelz tragen, also vielleicht auch schon vor dem Haarwechsel brunfteten.

Im einzelnen vollzieht sich der Haarwechsel bei der Rötelmaus so, wie es auch schon bei anderen Muriden dargestellt wurde (Becker, 1950; Langenstein-Issel, 1950), er beginnt also an der Körperunterseite, und die Pigmentzone bewegt sich dann — bei Jungtieren symmetrisch und in breiter Front — von beiden Flanken her auf den Rücken. Hierdurch wird die unpigmentierte, helle Zone vom Kopf zur Schwanzwurzel immer mehr eingeengt, bis sie ganz vom Pigment erfaßt ist. Dieser Vorgang war im Prinzip auch bei den anderen untersuchten Arten, der Wald- *(Apodemus sylvaticus)*, Gelbhals- *(Apodemus flavicollis)* und Erdmaus *(Microtus agrestis)* der gleiche, nur bei *Apodemus sylvaticus* kommt gelegentlich — neben der Farbausbreitung „in breiter Front" — ein zentrifugaler Modus vor, meist von mehreren, paarig angeordneten Flecken auf dem Kreuz oder an den Seiten ausgehend.

Tabelle I

Anzahl der ♀♀:

	ohne Pigment gravid säugend		mit Pigment gravid säugend	
Waldmaus	10 + 5	(71,4 %)	6 —	(28,6 %)
Rötelmaus	21 + 26	(90,4 %)	3 + 2	(9,6 %)
Waldspitzmaus	15 + 28	(91,5 %)	4 (3 juv.!) —	(8,5 %)
Erdmaus	13 + 2	(62,2 %)	9 (5 juv.!) —	(37,8 %)

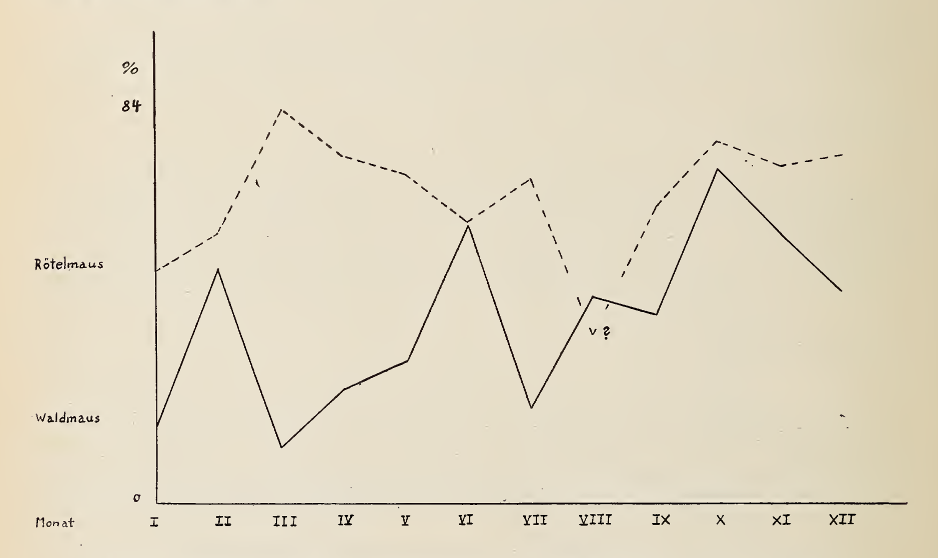
Tabelle II

Pigmentfreie Tiere aus Ersdorf

Monat		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
Rötelmaus															
	♂♂	14	6	4	5	1	11	5	6	13	5	6	11	=	87
	♀♀	15	7	1	11	2	9	13	12	33	12	8	8	=	131
Sa. ohne Pigment		29	13	5	16	3	20	18	18	46	17	14	19	=	218
Gesamtzahl		57	31	31	61	10	50	58	28	123	74	49	73	=	655
	%	*50*	*42*	*16*	*26*	*30*	*40*	*31*	*64*	*37*	*23*	*28*	*26*	=	*33 %*
Waldmaus															
	♂♂	10	13	20	20	13	11	11	27	35	3	5	4	=	172
	♀♀	5	14	9	18	10	3	8	8	18	10	8	7	=	118
Sa. ohne Pigment		15	27	29	38	23	14	19	35	53	13	13	11	=	290
Gesamtzahl		18	53	33	50	33	34	24	62	87	45	30	20	=	489
	%	*83*	*50*	*88*	*76*	*70*	*41*	*80*	*56*	*60*	*29*	*43*	*55*	=	*59 %*
Gelbhalsmaus															
	♂♂		(1)		4	6	12	10	13	3				=	48 (49)
	♀♀			(1)	2	1	10	6	6	6				=	31 (32)
Sa. ohne Pigment			(1)	(1)	6	7	22	16	19	9				=	79 (81)
Gesamtzahl			(1)	(1)	8	10	24	21	23	18				=	104 (106)
	%				*75*	*70*	*91*	*76*	*82*	*50*				=	*80 %*
Erdmaus															
	♂♂	7	4	2	1	2	2	4	3	1	2	—	6	=	34
	♀♀	6	2	2	4	1	5	—	4	7	7	2	1	=	41
Sa. ohne Pigment		13	6	4	5	3	7	4	7	8	9	2	7	=	75
Gesamtzahl		15	13	6	10	5	17	11	18	32	26	17	23	=	193
	%	*87*	*46*	*66*	*50*	*60*	*41*	*36*	*40*	*25*	*34*	*12*	*30*	=	*38 %*

In beiden Tabellen sind Tiere mit schwach angedeuteten Pigmentresten oder mit kleinen Flecken am Kopf zur Gruppe der Pigmentfreien gezählt worden.

Die Kurve I zu Tabelle II zeigt außerdem deutliche Höhepunkte der Pigmentierung im März, im Juli und von Oktober bis Dezember. Es entspricht dies: 1. der Frühjahrshärung, der also zu diesem frühen Termin vor allem die ♀♀ unterliegen, 2. dem ersten Haarwechsel der Jungtiere im Sommer und 3. dem allgemeinen Herbsthaarwechsel, bei dem der lange, meist fahlere Winterpelz angelegt wird. In den eigentlichen Wintermonaten Januar und Februar findet man nur Pigmentreste; es zeigt sich hier also — wie bei allen anderen untersuchten Arten — ein Ruhestadium. — Die Frage, ob die Alttiere, ähnlich wie die Jungen, im Sommer noch eine Zwischenmauser durchmachen, also zwischen dem Sommer- und Winterkleid noch ein drittes einschieben (entsprechend dem Jugendkleid zwischen Erstlings- und Winterkleid der im Frühjahr geborenen Jungtiere), ist zu verneinen. Die adulten Tiere (über 100 mm K+R) zeigen nämlich einen äußerst schleppenden und unregelmäßigen Verlauf der Frühjahrshärung; bis zum Juni findet man noch ganz unregelmäßige Pigmentreste, und erst im Juli ebbt diese Erscheinung langsam ab. Dieser langsame Haarwechsel der Alttiere ist ganz charakteristisch für die Rötelmaus und steht in deutlichem Gegensatz zu den Feststellungen bei Wald- und Gelbhalsmaus (s. u.). Eine Vollmauser der Alttiere findet im Sommer also sicher nicht statt.



Kurve I: Prozentsatz der pigmentierten Tiere (Rötelmaus und Waldmaus) von Januar bis Dezember (nach Tab. II)

Daß es trotzdem während des ganzen Sommers kaum einmal gelingt, pigmentfreie männliche Rötelmäuse zu fangen, ist in einer weiteren Erscheinung begründet, die jedem auffällt, der sich mit dem Abbalgen größerer Serien von Rötelmäusen im Frühjahr und Sommer befaßt: Die ♂♂ zeigen nämlich, sobald sie geschlechtsreif sind, an beiden Körperseiten charakteristische Pigmentfelder. Diese Flecken, die verschieden groß sein

können, haben im allgemeinen eine rundliche bis elliptische Form, können sich aber auch als Pigmentringe oder Bögen zeigen, die ein kleines unpigmentiertes Gebiet umgeben, in dessen Mitte dann wieder ein Pigmentfleck erscheint, so daß etwa das Bild eines „Pfauenauges" entsteht (Abb. 1 rechts). Auf der Haarseite des Felles sind diese Seitenflecken meist mehr oder weniger deutlich durch kürzeres („jüngeres") Haar zu erkennen, bemerkenswerterweise manchmal auch dann, wenn innen gar kein Pigment an der betreffenden Stelle (Abb. 3) mehr vorhanden ist, oder wenn die ganze Haut schon pigmentfrei ist (Winterfelle). Diese eigenartige Erscheinung wird auch von Gromow und Worobjew (1955) für *Pitymys majori* aus dem Kaukasus angegeben. Die Autoren schreiben: „Es ist ein Unterschied in der Pigmentzeichnung bei den Fellen alter ♂♂ und ♀♀ festzustellen; dieser Unterschied wird mit dem Wachstum der Tiere größer. Während sich die ♀♀ im Ablauf an das o. a. Schema halten ... bilden die ♂♂ kleine, lokale Bezirke. Es entstehen im Schwanzteil (Hinterteil) symmetrische, runde Herde, die sich zu „Ringen" vergrößern. In diesem Stadium ist der Herd auch auf der Fellseite zu sehen. Im vorderen Teil des Rükkens gibt es keine entsprechenden Flecken, die den ♂♂ die typischen „Augenbilder" geben. Gleichzeitig können mehr oder weniger symmetrische schmale Zonen längs des Rückgrates auftreten." (Vgl. Abb. 1 und 3.) Diese Seitenzeichnung weicht also vom Schema und Ablauf der Haarwechselpigmentierung, wie sie oben dargestellt wurde, deutlich ab. —

Nächst der Rötelmaus liegt das größte Material von der Waldmaus *(Apodemus sylvaticus)* vor, wobei vor allem hier wieder 489 Tiere aus Ersdorf berücksichtigt werden sollen. Tabelle II zeigt wieder die Verteilung der nicht pigmentierten Felle auf die Geschlechter in den einzelnen Fangmonaten. Im ganzen sind 290 von 489 Tieren unpigmentiert, also 59 % (Rötelmaus nur 33 %!). Auch der Anteil der Geschlechter weicht deutlich von den Verhältnissen bei der Rötelmaus ab. Gesamt: ♂♂:♀♀ = 298:191 oder 5:3,2; davon ohne Pigment: 172:118 = 4,2:3. Die Pigmentierung ist also bei beiden Geschlechtern in der gleichen relativen Häufigkeit festzustellen. Mit anderen Worten, die weibliche Waldmaus zeigt also anscheinend nicht die Abhängigkeit der Pigmentbildung von Trächtigkeit und Säugezeit wie die Rötelmaus. Das könnte bedeuten, daß — ähnlich wie bei der Waldspitzmaus — weibliche Waldmäuse z. B. im Frühjahr bei hochgradiger Hautpigmentierung gleichzeitig trächtig oder säugend sein können. Wie Tabelle I zeigt, ist dies jedoch nicht der Fall: wie bei allen anderen untersuchten Nagern gibt es auch bei der Waldmaus im Säugestadium keine und unter den graviden ♀♀ nur vereinzelte, meist junge Tiere mit Haarwechselpigment. Wenn aber trotzdem, aufs Ganze gesehen, ebensoviele ♂♂ wie ♀♀ bei der Waldmaus pigmentiert sind, dann kann das nur daran liegen, daß der Pigmentierungsvorgang als solcher sehr viel schneller abläuft. Er beansprucht nur eine sehr kurze Zeitspanne und wird wahrscheinlich deshalb bei den ♀♀ in der Regel nicht durch die Fortpflanzungszyklen beeinträchtigt. Im Fellmaterial ist nur einmal ein gravides, vorjähriges ♀ stärker pigmentiert; dies Tier (56.210) hat am 10. VI. den Früh-

jahrshaarwechsel noch nicht ganz beendet und steht am Beginn der Trächtigkeit. Überschneidungen können also gelegentlich auftreten.

Die relativ niedrige Zahl pigmentierter Waldmausfelle im Gesamtmaterial (s. o.) zeigt diesen schnellen Ablauf schon deutlich, besonders auffallend sind jedoch die spitzen Gipfel in den Jahreszeiten stärkster Pigmentierung, wie sie auf der Kurve I im Vergleich zur Rötelmaus dargestellt sind.

Die Kurven zeigen einmal die viel stärkere (= häufigere) Pigmentierung bei der Rötelmaus. Zweitens sind bei beiden Arten drei Gipfel festzustellen: Haarwechsel im Frühjahr, im Frühsommer (= Haarwechsel der Jungtiere) und im Herbst (= Winterhaarwechsel). Nur der letzte stimmt bei beiden Arten zeitlich überein (Oktober), im Frühjahr und Sommer hinkt die Rötelmaus um einen Monat nach (= langsamere Entwicklung). Das erste Wellental (im März bzw. Mai-Juni) wird also durch die abklingende Pigmentierung der Alttiere bedingt (bei der Rötelmaus durch Verzögerung und die Seitenflecken sehr viel weniger ausgeprägt!), der zweite Gipfel durch die Jungtiere (erster Haarwechsel), das zweite Wellental durch die abgeklungene Jugendhärung dieser Tiere (bei der Rötelmaus im August wahrscheinlich nicht so kraß, da statistisch nicht gesichert — nur 28 Tiere!) und zum Winter zeigt sich schließlich kein so krasser Abfall durch Verlangsamung des Pigmentierungsvorganges und durch Spätwürfe.

Mit Ausnahme des zufällig bedingten und daher nicht maßgebenden steilen Abfalles der Rötelmaus-Kurve im August (von den 18 pigmentlosen Tieren stehen zufällig acht noch vor dem ersten Jugendhaarwechsel im Erstlingskleid!) zeigt die graphische Darstellung also vor allem neben der gleichsinnigen Periodizität des Ablaufes die Verschiedenheit im Ausprägungsgrad und in der Geschwindigkeit der Pigmentierung bzw. des Haarwechsels: Die Rötelmaus-Kurve liegt wesentlich höher und zeigt einen ruhigeren Verlauf ohne die spitzen Gipfel der Waldmaus-Kurve. —

Von den 106 untersuchten Ersdorfer Gelbhalsmäusen *(Apodemus flavicollis)* sind 81 ganz oder fast ganz ohne Pigment, mithin 80 %. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß praktisch nur aus dem Sommerhalbjahr Fänge vorliegen. Auf jeden Fall zeigt sich aber auch bei der Gelbhalsmaus ein ähnliches Bild wie bei der Waldmaus, d. h. der Pigmentierungs- bzw. Haarwechselvorgang läuft schnell ab. Die 106 Tiere sind in 60 ♂♂ und 46 ♀♀ gegliedert, das entspricht einem Verhältnis von 5:3,8. Pigmentlos bzw. nur ganz geringfügig pigmentiert sind 49 ♂♂ und 32 ♀♀ = 4,4:3. Das Verhältnis ist also dasselbe und entspricht ebenfalls dem bei der Waldmaus. Tabelle II bringt wieder die Aufteilung nach Monaten. Die geringe Zahl erlaubt hier keine Schlüsse; nur soviel ist zu erkennen, daß ein deutlicher Gipfel der Pigmentierung im September den Beginn der allgemeinen Winterhärung andeutet. Vielleicht liegt dieser Beginn bei der Gelbhalsmaus etwas früher als bei der Waldmaus (im

Ersdorfer Material gibt es z. B. im September keine säugende oder gravide Gelbhalsmaus mehr, trächtige Waldmäuse dagegen bis Mitte Oktober! Außerdem zeigt eine Strecke von 9 Gelbhalsmäusen aller Altersklassen vom 23. Oktober 1957 aus Impekoven [Vorgebirge], daß die meisten Tiere schon pigmentfrei und nur noch zwei mit Pigmentresten gezeichnet sind!). Auffällig ist ferner, daß schon vom 26. und 29. August zwei alte Gelbhalsmäuse (♂+♀) vorliegen, die eine hochgradige Pigmentierung des Rückens zeigen. Da sie jedoch beide das Sommerkleid tragen und schon vorjährig sind (das ♀ nicht gravid, kein Mammar, Uterusnarben), mag es sich hier vielleicht um eine altersbedingte Stockung bzw. um eine Unregelmäßigkeit handeln, wie sie wahrscheinlich bei alten Tieren nicht selten vorkommt. Für die Annahme einer regulären sommerlichen Zwischenmauser der vorjährigen Tiere liegt jedenfalls bei beiden *Apodemus*-Arten nach unserem Material kein Grund vor. —

Die 193 in Ersdorf gefangenen Erdmäuse *(Microtus agrestis)* zeigen hinsichtlich der Pigmentierung nun wieder ein ganz anderes Bild. Es ist dem der Rötelmaus ähnlich: nur 38 % aller Felle sind pigmentfrei; die Geschlechter verteilen sich auf 120 ♂♂ und 73 ♀♀ (= 5:3); unter den unpigmentierten Tieren ist das Verhältnis ♂:♀ jedoch genau umgekehrt, nämlich wie 2,3:3. Die Verteilung auf die einzelnen Monate (Tabelle II) zeigt wiederum eine steigende Tendenz der Pigmentierung zum Herbst mit einem Gipfel im November. Der niedrigste Stand zeigt sich im Januar, aber schon im Februar (1954) ist die Pigmentierung im vollen Gange. Ebenso wie bei der Rötelmaus überwiegen die ♀♀ in der Fortpflanzungszeit in der Gruppe der Tiere ohne Pigment. Es gibt aber hier, im Gegensatz zur Rötelmaus, verhältnismäßig viel gravide Jungtiere, die noch mitten im Haarwechsel stehen (Tabelle I).

Wie schon oben gezeigt wurde, ist bei der Erdmaus in allen Monaten Pigment festzustellen. Die Pigmentierung zieht sich offenbar im Einzelfalle sehr in die Länge, vor allen Dingen bei alten Tieren, wenn auch vielleicht nicht ganz so wie bei der Rötelmaus, denn es liegen immerhin aus dem Juli schon pigmentfreie Häute von alten ♂♂ vor. Von einer sommerlichen Zwischenmauser war also auch hier nichts festzustellen. — Zufällig wurden in den Frühsommermonaten von der Gelbhalsmaus und von der Erdmaus kaum Jungtiere gefangen; es ist anzunehmen, daß sich deshalb kein Pigmentgipfel in dieser Zeit abzeichnet. —

Zum Schluß sei noch kurz auf die Untergrundmaus *(Pitymys subterraneus)* eingegangen, obwohl das Wesentlichste — soweit es das Ersdorfer Material betrifft — schon 1955 (l. c. Seite 12 und 13) mitgeteilt und abgebildet wurde. Daraus, sowie aus späteren Beobachtungen im Hohen Venn und in Liechtenstein (n = 40) geht eindeutig hervor, daß wir es auch bei dieser Wühlmaus offenbar mit einem sehr schleppenden und unregelmäßigen Verlauf der Pigmentierung und des Haarwechsels zu tun haben. Vor allem gilt dies auch hier wieder für die Alttiere; außer bei

hochträchtigen oder säugenden ♀♀ findet sich Pigment bei Alttieren fast das ganze Jahr über (aus dem Januar und Februar liegen allerdings keine Fänge vor), und selbst die Jungtiere können Ende Dezember noch mitten im Haarwechsel stehen (1955, S. 13, Abb. 4). —

Auch seien hier noch elf Häute der Nordischen Wühlmaus *(Microtus oeconomus)* erwähnt, die das Museum Koenig aus der Zucht von Dr. Frank-Oldenburg besitzt. Die Ausgangstiere dieser Zucht stammten aus deutschen Freilandpopulationen. Bemerkenswert ist, daß diese Häute nur unregelmäßige Flecken und Pigmentreste an den verschiedensten Stellen zeigen, obwohl es sich ausnahmslos um junge Tiere von 2 bis 5½ Monaten handelte. Hier scheint die Gefangenschaft noch zusätzlich verzögernd auf den Pigmentierungsvorgang eingewirkt zu haben.

3. Haarwechselpigmentierung und Scheckung

Wie bereits oben erwähnt, erinnerte die gelegentlich zu beobachtende Pigmentausbreitung von einem mehr oder weniger runden Fleck aus („zentrifugal") an manche Erscheinungen der Pferde-Scheckung und Schimmelung, und es ergibt sich daher die Frage, wie weit Haarwechselpigmentierung und Scheckung ihrem Ursprung nach zusammengehören. Schon bei meinen früheren Untersuchungen am Pferd drängte sich die Frage auf, ob die normale Pigmentierung des Tieres im Embryonalstadium etwa genau so abläuft, wie es die „wolkigen", „wachsenden" Pigmentplatten der (dominanten) Scheckung andeuten. Es würde dann also ein normal pigmentiertes Pferd nur das Endstadium der Scheckung — durch Zusammenfluß der Platten — darstellen, ein Scheck dementsprechend durch vorzeitige Einstellung des Pigmentierungsvorganges entstehen (1950, Seite 203 ff.).

Wenn man sich andererseits vergegenwärtigt, daß die sich periodisch wiederholende Haarwechselpigmentierung — zumindest bei jüngeren Tieren — nach einem bestimmten Schema abläuft und dementsprechend — im Prinzip — immer gleiche Muster bildet, dann schien es schwer vorstellbar, daß bei der allerersten Pigmentierung des Tieres dieses Pigmentmuster grundsätzlich anders sein sollte. Wie die Darstellungen des Pigmentierungsvorganges nestjunger gezüchteter Microtinen von Frank und Zimmermann (1954, 1956) zeigen, verläuft die Pigmentwelle bei der ersten Haarbildung jedoch grundsätzlich anders als bei allen späteren Haarwechselfärbungen, nämlich — gewissermaßen in quantitativem Gefälle — von dorsal nach ventral! Außerdem zeigt sich bei allen daraufhin untersuchten Säugetieren ein deutlicher Unterschied zwischen dem Pigmentmuster des Haarwechsels und dem Muster der — häufigsten — Scheckungsformen innerhalb derselben Art. Von der Feldmaus *(Microtus arvalis)* wissen wir zum Beispiel, daß sich das Haarwechselpigment bei jüngeren Tieren — ebenso wie bei den anderen in dieser Arbeit besprochenen Na-

gern -- in breiter Front von der Bauchseite her über die Flanken zur Rückenmitte bewegt; es entstehen also immer („Scheckungs")-Muster in Längsrichtung, parallel zur Körperachse. Die bekanntesten Scheckungsformen der Feldmaus, wie sie z. B. Zimmermann + Frank (1957) beschrieben und abbildeten, zeigen jedoch eine ganz deutliche Querbänderung, etwa wie die Holländerscheckung beim Kaninchen! *) Den gleichen Modus zeigt auch eine — nicht bis zur völligen Farblosigkeit gehende — Aufhellung, wie ich sie in einer freilebenden Rötelmauspopulation in Ersdorf feststellen konnte. Ebenso weist ein Blinder Maulwurf aus Spanien (Nr. 53. 101) im Museum Koenig eine Scheckung in Form eines breiten weißen Bandes quer um die Körpermitte auf. Diese Maulwurfsscheckung z. B. und die weitverbreitete erbliche Scheckung der kleinen Nager bieten also ein ganz anderes Bild als die Pigmentmuster beim Haarwechsel dieser Tiere. Scheckung und Haarwechselpigmentierung sind also — zumindest bei diesen Gruppen — ebensowenig homolog wie Erstpigmentierung und Scheckung und wie Erstpigmentierung und Haarwechselpigmentierung!

Nun gibt es jedoch bei allen oben besprochenen Kleinsäugern mit fortschreitendem Alter Verzögerungen in der Haarwechselpigmentierung, die zu ganz unregelmäßigen Mustern führen, wie es ebenso gelegentlich Fälle von Scheckung gibt, die nur durch Störungen physiologischer Art verursacht und wahrscheinlich in den meisten Fällen nicht erblich sind. So beschreibt zum Beispiel Schreitmüller (1940) eine solche unsymmetrisch gescheckte Hausspitzmaus *(Crocidura russula)*, die er auch abbildet und die die Scheckung erst im Laufe der Gefangenschaft erwarb. Eine Waldspitzmaus mit unregelmäßig weißem Vorderbein und weißer Schwanzspitze wurde von mir am 6. X. 1956 in Ersdorf gefangen (Schausammlung Museum A. Koenig). Ähnliche Beispiele für gelegentlich auftretende unregelmäßig weiß gezeichnete Tiere ließen sich in großer Zahl beibringen. Diese durch irgendwelche Störungen des physiologischen Gleichgewichtes im Einzelfalle hervorgerufenen Scheckungen sind dann allerdings ihrem Ursprung nach etwas ähnliches wie die unregelmäßigen Pigmentmuster beim Haarwechsel älterer Kleinsäuger. — Daß derartige unregelmäßige Weißzeichnungen von meist geringem Umfang, wie sie wohl bei allen höheren Wirbeltieren beobachtet werden, jedoch in manchen Fällen erblich fixiert sein können, macht folgende Beobachtung wahrscheinlich: Am 14. VIII. 1954 fingen wir in Ersdorf ein junges Gelbhalsmaus-♀ (Nr. 55. 322) mit einem unsymmetrischen weißen Nackenfleck; am 15. X. 1954 fing sich ganz in der Nähe ein altes ♀ (Nr. 56. 150), das den gleichen Fleck zeigt — aller Wahrscheinlichkeit nach eine nahe Verwandte, wenn nicht sogar die Mutter des ersten Tieres! — Danach können also sowohl die symmetrischen, meist weitverbreiteten Formen der Scheckung als auch die seltener auftretenden unregelmäßigen Weißzeichnungen erblich sein.

*) H. Grüneberg (The Genetics of The Mouse, Den Haag 1952) zeigt dieselbe Scheckung bei der Hausmaus (s. Abb. S. 78 u. 80)

Zusammenfassung

Von weit über 2000 deutschen Kleinsäugern wurden Hautpigmentierung und Haarwechsel untersucht. Als wesentlich kann herausgestellt werden:

1. In der Regel breitet sich die Pigmentwelle vor dem Haarwechsel symmetrisch und „in breiter Front" aus, und zwar bei den untersuchten Nagern stets von der Bauchseite her. Nur in wenigen Fällen (Insectivoren) konnte auch ein „zentrifugaler" Modus der Pigmentausbreitung (von einem Fleck ausgehend) festgestellt werden.

2. Es besteht eine Korrelation zwischen Fortpflanzungs- und Haarwechselzyklus insofern als säugende ♀♀ (fast) nie stark pigmentiert sind. Andererseits ist diese Abhängigkeit nicht sehr groß, denn

3. es gibt bei manchen Arten (und bei Jungtieren aller Arten) gravide ♀♀ mit verbreitetem Haarwechselpigment. Außerdem treten

4. bei den meisten Arten die ♂♂ im Frühjahr unabhängig vom Haarwechsel in die Brunft, unter Umständen also schon im Winterhaar.

5. Beim Maulwurf und bei alten Nagern ist die Pigmentierung unregelmäßig und der Haarwechsel meist schleppend, vor allem bei den beiden untersuchten Wühlmausarten. Jungtiere mausern schneller.

6. Eine sommerliche Zwischenmauser findet bei den Alttieren der untersuchten Nager nicht statt; die Jungen tragen — mit Ausnahme der Spätwürfe — zwischen dem Erstlings- und dem Winterkleid noch ein sommerliches Jugendkleid.

7. Es zeigt sich eine gewisse Abhängigkeit des Haarwechselablaufes vom Lebensraum des Tieres: Bei den meist oberirdisch lebenden *Apodemus*-Arten verläuft der Haarwechsel beim Einzeltier sehr schnell, bei den Wühlmäusen und beim Maulwurf langsam und stockend.

8. Die relativ häufig anzutreffenden und zum Teil schon in ihrem Erbgang bekannten Scheckungsformen der meisten Kleinsäuger sind vom Pigmentierungsmuster des Haarwechsels deutlich geschieden; nur die auf physiologische Störungen zurückgehenden und seltener anzutreffenden unregelmäßigen Weißzeichnungen entsprechen der unregelmäßigen Pigmentierung beim Haarwechsel alter Tiere.

9. Zur Vereinheitlichung der bisher gebräuchlichen Bezeichnungen wird vorgeschlagen, das Haarkleid bei der Geburt des Tieres Erstlingskleid zu nennen. Es folgen: Jugendkleid (Nager, nicht alle Insectivoren), Winterkleid, Sommerkleid, sommerliches Zwischenkleid (nur Insectivoren). Für kommensale Formen (z. B. Wanderratte) gilt diese Einteilung nicht.

Nachträglich konnten die eigenen Beobachtungen durch die Untersuchungsergebnisse amerikanischer Autoren bestätigt und ergänzt werden (s. J. Mammology, Vol. 37, Nr. 2, Mai 1956). So fanden D. H. Ecke und A. R. Kinney bei *Microtus californicus* den gleichen Pigmentierungsmodus, wie er für deutsche Microtinen gilt, und konnten nach dem Pigmentmuster sogar das Alter jugendlicher Tiere mit großer Genauigkeit feststellen. G. V. Morejohn und W. E. Howard beschreiben demgegenüber bei der Taschenmaus *Thomomys bottae* einen Härungsablauf, der an den Körperspitzen beginnt und sich — wie beim Kaninchen — in der Längsrichtung des Körpers ausbreitet. Auch bei dieser unterirdisch lebenden Form gibt es viele Unregelmäßigkeiten und Stockungen im Verlauf der Mauser, so daß bisweilen an einem Tier zwei oder sogar drei Haarwechselwellen bzw. Haargenerationen gleichzeitig beobachtet werden können. Die Abhängigkeit des Haarwechsels von Alter, Geschlecht und Jahreszeit zeigt jedoch wieder völlige Übereinstimmung mit den eigenen Beobachtungen an deutschen Muriden.

Schrifttum

Becker, K., 1952: Haarwechselstudien an Wanderratten. Biol. Zentralbl. 71, 11/12.

Frank, F., 1954: Beiträge zur Biologie der Schneemaus. Z. Tierpsych. 11, 1—9.

—, u. Zimmermann, K., 1956: Zur Biologie der Nordischen Wühlmaus. Z. f. Säugetierkunde, Bd. 21.

dieselben, 1957: Färbungsmutationen der Feldmaus. Ebenda, Bd. 22.

Gromov, I. M., u. Worobjew, B. L., 1955: *Pitymys majori* Thos. im Hochgebirge des westlichen Teiles der Hauptkette des Kaukasus. Trudi zoologitsches-kogo Instituta, Band XVII (Russisch).

Langenstein-Issel, B., 1950: Biologische und ökonomische Untersuchungen über die Kurzohrmaus. Pflanzenbau u. Pflanzenschutz 1,4.

v. Lehmann, E., 1951: Die Iris- und Rumpfscheckung beim Pferd. Z. f. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie, Bd. 59, 2.

— 1953. Vergleichende Beobachtungen an den häufigsten Kleinsäugern des Hohen Venns. Bonn. Zool. Beiträge 4, 1—2.

— 1954: Zur Kleinsäugerfauna des Fürstentums Liechtenstein. Bonn. Zool. Beiträge 5, 1—2.

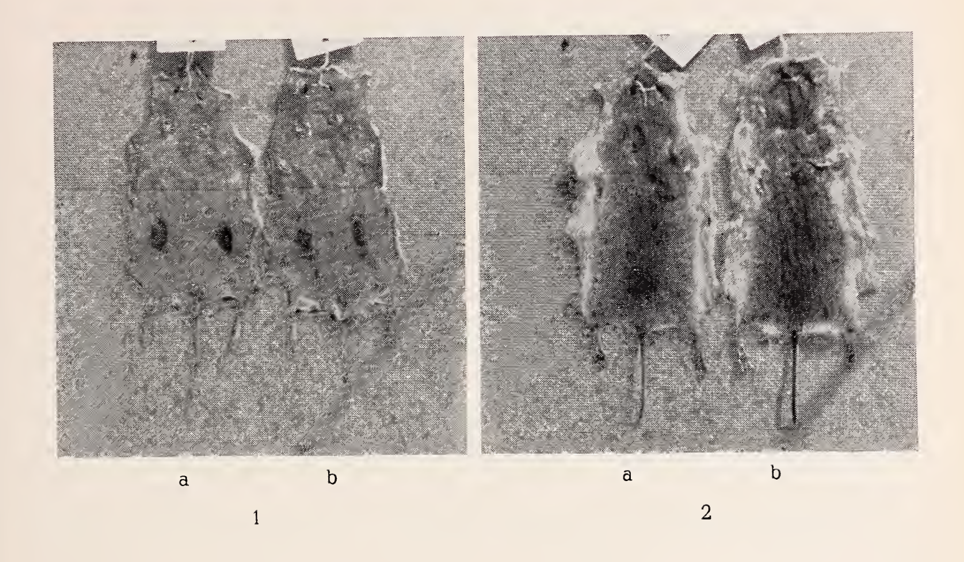
— 1955: Über die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa. Bonn. Zool. Beiträge 6, 1—2.

Schreitmüller, W., 1940: Über Umfärbung bei der Hausspitzmaus. Z. f. Säugetierkunde, Bd. 15, S. 315.

Stein, G. H. W., 1950: Zur Biologie des Maulwurfs. Bonn. Zool. Beiträge, 1, 2—4.

— 1954: Materialien zum Haarwechsel deutscher Insectivoren. Mitt. Zool. Museum Berlin, 30, 1.

Anschrift des Verfassers: Dr. E. von Lehmann, Bonn, Museum Alexander Koenig.

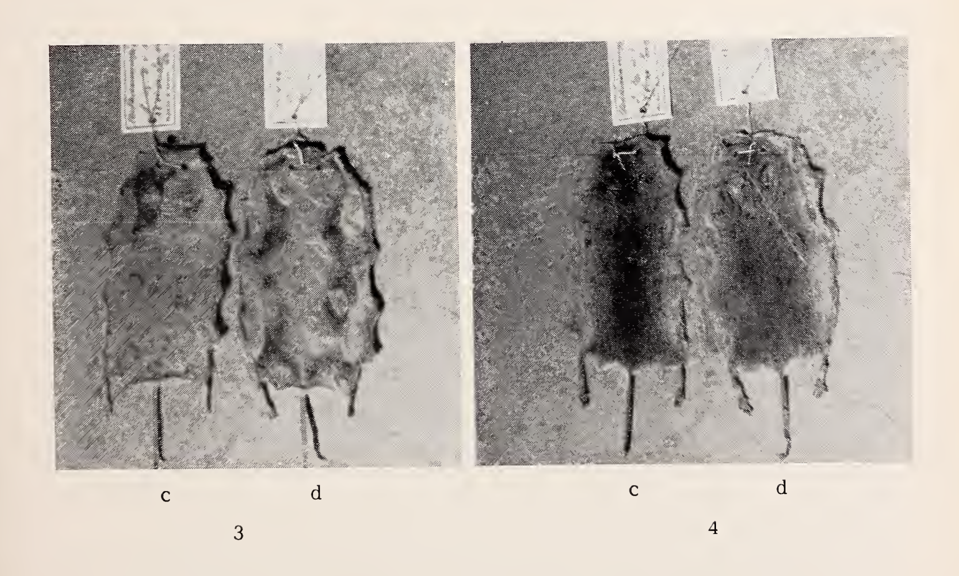


a b

1

a b

2



c d

3

c d

4

Abb. 1—4: Häute von vier erwachsenen männlichen Rötelmäusen aus Ersdorf mit charakteristischen Seitenflecken. 1 u. 3 Innenseite, 2 u. 4 Außenseite der Häute.